Aus dem Zoologischen Institut, Lehrstuhl I der Universität
Erlangen-Nürnberg

Zur Evolutionsbiologie der Larven der Thyrididae (Lepidoptera)

von

IVAR HASENFUSS, Erlangen

Bei der Anfertigung einer genauen Beschreibung der präimaginalen Stadien von *Thyris fenestrella* Scopoli aus der Familie der Thyrididae wurde die bisher vorliegende Literatur über die Entwicklungsstadien der Thyrididae berücksichtigt (Hasenfuss 1979). Dabei ergab sich die Gelegenheit, auch die Daten der Lebensweisen der Larven zusammenzustellen und die Evolutionsbiologie dieser Larven im Zusammenhang mit den bisher in langjähriger Arbeit entwickelten, allerdings noch nicht publizierten Vorstellungen zur Evolutionsbiologie der Larven der Lepidoptera auszuarbeiten. Im folgenden werden die für die Beurteilung der Evolution der Larven der Thyrididae bedeutsamen Sachverhalte und Argumente dargelegt und diskutiert. Dabei wird zunächst die plesioöke Lebensweise und dann der Weg zu dieser Lebensweise erörtert.

Als Artbestand der Familie wurden für diese Untersuchung die im Katalog von Dalla Torre (1914) angeführten Arten, abzüglich der nach der Gattungsrevision von Whalley (1964) nicht hierher gehörenden Arten, angesehen. In diesem Umfang dürften die Thyrididae eine monophyletische Gruppe sein.

Die plesioöke Lebensweise der Larven der Thyrididae

Soweit bekannt, sind die Larven der Thyrididae entweder zwischen zusammengesponnenen oder in gerollten Blättern lebende „Blattwickler oder -roller" oder aber endophytisch lebende „Bohrer". Dabei kommen beide Lebensweisen bei verschiedenen Teilgruppen nebeneinander vor. So findet sich in der Gattung *Thyris* Laspeyres neben dem Blattroller *fenestrella* Scopoli der Stengelbohrer *diaphana* Staudinger (siehe Hasenfuss 1979 und Spuler 1910). In der großen Gattung *Rhodoneura* Guenée finden sich neben Blattwicklern oder -rollern, wie *myrtaea* Drury, *myrsusalis* Walker und *intimalis* Moore auch in oberirdischen Pflanzenteilen bohrende Arten, wie *terminalis* Walker (nach Franssen 1931 und Weidner 1953). Blattroller oder -wickler sind weiterhin nach Bose (1935) *Striglina scitaria* Walker und *Dysodia ignita* Walker. In den Stengeln ihrer Futterpflanzen leben hingegen die Larven von *Hexeris enhydris* Grote (nach Heinrich 1921 a), *Meskea dyspteraria* Grote (nach Heinrich 1921 b) und *Herdonia osacesalis* Walker (nach Mutuura 1958).

Angesichts der Anzahl von etwa 700 bekannten Arten der Thyrididae sind es

nur wenige Fälle, in denen die Lebensweise der Larven bekannt ist, und es läßt sich nicht ausschließen, daß noch andere Lebensweisen bei den Thyrididae vorkommen. Andererseits sind aber die Daten so gut über das System verteilt, daß angenommen werden kann, daß wir es hier in der Tat mit den hauptsächlich vorkommenden Lebensweisen der Thyrididae zu tun haben. Das unmittelbare Nebeneinander dieser Lebensweisen in verschiedenen Teilgruppen kann aber phylogenetisch kaum anders interpretiert werden, als daß Übergänge zwischen den beiden Lebensweisen mehrfach unabhängig voneinander stattgefunden haben. Tatsächlich existieren bei den Thyrididae Arten, die sich offenbar im Stadium eines derartigen Überganges befinden; so können nach Bose (1935) die Larven von *Rhodoneura loceusalis* Walker in einem zusammengerollten Blatt, zwischen zwei zusammengesponnenen Blättern oder aber eingebohrt in den Stengeln der Futterpflanze gefunden werden. Ausgehend von der ursprünglicheren, der plesioöken Lebensweise der Larven der Thyrididae, muß dann die apoöke Lebensweise erworben worden sein. Wenn man, wie weiter unten begründet, in diesem Falle eine sekundäre Rückkehr zur ursprünglichen Lebensweise ausschließt, so sind nur 2 Möglichkeiten gegeben: entweder sind die Blattroller oder -wickler plesioök und daraus die Bohrer mehrfach unabhängig hervorgegangen oder die Sachlage verhält sich umgekehrt. Eine Entscheidung kann leicht gefällt werden, da der Übergang nur in einer Richtung, nämlich von der blattrollenden oder -wickelnden zur bohrenden Lebensweise evolutionsbiologisch wahrscheinlich ist; der entgegengesetzte Übergang ist hingegen sehr unwahrscheinlich, so daß auch mit einer Rückkehr von der apoöken zur ursprünglichen Lebensweise nicht gerechnet werden muß. Die folgenden Gründe sprechen dafür, daß die Blattroller und -wickler plesioök und die Bohrer apoök sind.

Wie die Larven mit fast allen übrigen Lebensweisen unter den Lepidoptera weisen die Blattroller und -wickler alle Präadaptationen (Osche 1962) auf, die einen Übergang zur endophytischen Lebensweise ermöglichen — die Larven brauchen sich nur in die Futterpflanze hineinzufressen! Vielfach unabhängige Übergänge zur bohrenden Lebensweise sind daher überaus wahrscheinlich. Die endophytische Lebensweise führt hingegen bei den Larven der Lepidoptera zu Rudimentationen, die einen Übergang zu anderen Lebensweisen sehr erschweren. Hierher gehören etwa die Rückbildung des Verdunstungsschutzes, die Vereinfachung und Verminderung der Gespinsttätigkeit und Veränderungen im Lokomotionssystem, die unter anderem zum Verlust der Fähigkeit führen können, sich auf glatten ebenen Flächen (Blättern) fortzubewegen. Ein Übergang zur blattrollenden oder -wickelnden Lebensweise ist unter diesen Umständen infolge des Fehlens wichtiger Präadaptationen sehr unwahrscheinlich. Bei den Thyrididae sind daher die Blattroller oder -wickler als plesioök anzusehen und dies bedeutet wiederum, daß zumindest gewisse Elemente der „Technik", Blätter zusammenzuspinnen oder zu rollen, bei den Thyrididae homolog sind. Welche Elemente dies im einzelnen sind, könnte nur durch eine umfangreiche vergleichende Analyse ermittelt werden.

Die bisher vorliegenden Angaben lassen erkennen, daß es wesentlich von der Konsistenz der Blätter der Futterpflanze abhängt, ob kunstvolle Blattrollen hergestellt werden oder ob

die Blätter in irgendeiner anderen Weise zusammengesponnen werden. Sind die Blätter hinreichend biegsam, dann kann ein Blatt in der Weise eingerollt werden, daß ein Teil der Blattspreite durch Gespinstfäden unter Biegespannung gesetzt und dieser sich dann einrollende Teil durch einen Einschnitt von der übrigen Blattspreite abgetrennt wird, wie dies nach Hasenfuss (1979) bei *Thyris fenestrella* Scopoli und nach Weidner (1953) bei *Striglina scitaria* Walker (= *thermesioides* Snellen) geschieht. *Rhodoneura myrtaea* Drury hat hingegen eine Futterpflanze (*Palaquium*), deren ältere Blätter so steif sind, daß sie weder gerollt noch gefaltet werden können — die Raupe behilft sich dadurch, daß sie die Ränder von jungen, noch nicht entfalteten Blättern zusammenspinnt (Franssen 1931).

Die Thyrididae als sekundäre Engraumbewohner

Börner (1932) stellt die Thyrididae in die Familienreihe der Bombycoidea, sie wären demnach mit den Sphingidae, Saturniidae, Lasiocampidae etc. näher verwandt. Für alle Bombycoidea außer den Thyrididae ist jedoch charakteristisch, daß sie frei an ihren Futterpflanzen lebende, stark behaarte Larven haben. In diesem Zusammenhang ist die Hypothese von Interesse, die davon ausgeht, daß die blattrollende oder -wickelnde Lebensweise der Thyrididae aus der freien Lebensweise hervorgegangen ist. Das für Larven mit dem generellen regulären Borstenmuster der Lepidoptera (Hasenfuss 1963) ungewöhnlich gehäufte Vorkommen von zusätzlichen, im Auftreten variablen Borsten bei den Thyrididae läßt sich als Stütze für diese Hypothese werten.

Untersucht man die Ausbildung der Borstenmuster bei engraumbewohnenden Lepidoptera-Larven (Gespinströhrenbewohner, Blattwickler im weitesten Sinne, endophytisch lebende Larven, Sackträger etc.) und bei frei an ihren Futterpflanzen lebende Larven, so zeigt es sich, daß zumindest die sogenannten primären Engraumbewohner das typische generelle reguläre Borstenmuster der Lepidoptera besitzen, während bei den frei lebenden Larven in diesem Borstenmuster in den meisten Fällen oft sehr zahlreiche zusätzliche Borsten eingefügt sind („Ausbaumuster"). Nun gibt es bei manchen Gruppen der Lepidoptera mit sonst frei lebenden Larven auch Engraumbewohner (Blattwickler im weitesten Sinne und endophytisch lebende Larven), die die typischen Errungenschaften der frei lebenden Larven (vermehrte Anzahl der Borsten, verschieden gestaltete Fortsätze etc.) zumindest rudimentiert aufweisen und für die bereits aus der Stellung im System folgt, daß sie von frei lebenden Formen herstammen.

Beispiele für solche sicheren sekundären Engraumbewohner finden sich unter anderem bei den Papilionoidea, die im übrigen frei lebende Larven haben. Vereinzelte Nymphalidae, wie *Vanessa atalanta* Linnaeus, *Vanessa cardui* Linnaeus und nach Müller (1886) auch die neotropischen Arten der Gattung *Anaea* Hübner sowie *Hypanartia lethe* Doubleday leben zwischen zusammengesponnenen Blättern; dabei haben sie ihre typische Dornenausstattung noch beibehalten. Die Raupen von *Dynamine mylitta* Cramer leben in Blüten und die von *Dynamine tithia* Hübner endophytisch in Blütenknospen, wobei die letztgenannte Art gegenüber ihren Verwandten in Anpassung an die enge Räumlichkeit ihre Dornen erheblich verkürzt hat (Müller 1886). Es besteht kein Zweifel, daß die freie Lebensweise der Nymphalidae sowie überhaupt der Papilionoidea plesioök und die hier genannten Engraumbewohner sekundär sind. Die Hesperoidea, die nach Ehrlich (1958) die Schwestergruppe der Papilionoidea darstellen, sind offenbar weitestgehend derartig sekundäre Engraumbewohner, denn sie leben als Larven zwischen zusammengesponnenen oder -gerollten Blättern und besitzen sehr zahlreiche, wenn auch sehr stark verkürzte Borsten; bezeichnenderweise

gibt es aber auch bei den Hesperiidae noch frei lebende Larven (Schröder 1975), die wohl plesioök sind.

Entsprechendes findet man bei den Pterophoridae, die ursprünglich frei lebend eine starke Behaarung erworben haben, dann teilweise zur endophytischen Lebensweise übergegangen sind, wobei sie die Anzahl der Borsten wieder erheblich verringert haben, ohne jedoch den Zustand des generellen regulären Borstenmusters und damit den Zustand der primären Engraumbewohner wieder zu erreichen. Dies gilt zum Beispiel für die Arten der Gattung *Leioptilus* Wallengren unter den sonst frei lebenden Pterophorinae.

Findet man also bei Engraumbewohnern zumindest noch Rudimente von Bildungen, die verbreitet bei frei lebenden, nicht jedoch bei den übrigen, als primär angesehenen Engraumbewohnern vorkommen, dann darf angenommen werden, daß es sich um sekundäre Engraumbewohner handelt. Das bei primären Engraumbewohnern sonst nicht vorkommende gehäufte Auftreten zusätzlicher Borsten bei den Larven der Thyrididae (siehe Hasenfuss 1979) kann somit als Rudiment einer reicheren Beborstung angesehen werden, die in der Evolution während einer Phase des freien Lebens erworben wurde. Die Thyrididae wären demnach sekundäre Engraumbewohner, die von der freien zur blattrollenden oder -wickelnden Lebensweise übergegangen sind.

Der Übergang von der freien zur blattwickelnden oder -rollenden Lebensweise, für den es ja auch viele Modelle, unter anderem bei den Papilionoidea gibt, konnte in der Evolution offenbar recht leicht und vielfach unabhängig erfolgen. Das ist auch evolutionsbiologisch verständlich, wenn man davon ausgeht, daß die Larven der Lepidoptera bei der Besiedlung oberirdischer Pflanzenteile Gespinstunterlagen anlegten, die es ihnen ermöglichten, einen festen Halt auf den glatten Oberflächen der Pflanzen zu finden. Die meisten frei lebenden Larven der Lepidoptera benutzen dieses Verfahren übrigens auch heute noch. Werden solche Gespinstunterlagen zum Beispiel auf Blattflächen angelegt und von Zeit zu Zeit weiter verstärkt, so führt dies infolge der nachträglichen Verkürzung der Gespinstfäden zur Einkrümmung der Blattfläche und damit zur Ausgangssituation für die Evolution von Blattrollern. Werden dabei benachbarte Blätter durch Gespinstfäden verbunden, so kann dies zum Leben zwischen zusammengesponnenen Blättern, also in Blattwickeln im weitesten Sinne, führen.

Die vorgelegten Sachverhalte und Überlegungen lassen also die Auffassung als gut begründet erscheinen, daß der unmittelbare Ahne der Thyrididae ein Blattroller oder -wickler war und daß die Evolution zu diesem Ahnen über Formen verlaufen ist, die mittels einer Gespinstunterlage frei an oberirdischen Pflanzenteilen gelebt haben. Damit würden die Thyrididae gut zu den übrigen Bombycoidea passen, die ebenfalls von derartig frei lebenden Formen abstammen müssen.

Die Rolle des generellen refulären Borstenmusters und der Trend zur Borstenvermehrung

Schließlich seien noch die Zusammenhänge zwischen den Ausbildungszuständen der Borstenmuster bei primären und sekundären Engraumbewohnern sowie

der frei lebenden Larven diskutiert, die ja die Einstufung der Thyrididae als sekundäre Engraumbewohner erst ermöglicht haben.

Es besteht kein Zweifel, daß die primären Engraumbewohner der Lepidoptera[1]) plesioök sind und daß in einigen Teilgruppen der Lepidoptera die freie Lebensweise mehrfach unabhängig als Apoökie erworben wurde. Dafür sprechen die folgenden Sachverhalte. Die Mehrzahl der rezenten Lepidoptera, darunter sämtliche mehr plesiomorphe Gruppen sind ausnahmslos sogenannte primäre Engraumbewohner. Diese sind dadurch definiert, daß sie das generelle reguläre Borstenmuster der Lepidoptera haben (Hasenfuss 1963), deren Elemente in Anzahl, Anordnung und in den Größenverhältnissen sehr konstant sind. Die Muster stimmen bei den verschiedenen Arten sehr weitgehend überein, sie sind homolog, und es ist unwahrscheinlich, daß sie in dieser nahezu identischen Form mehrfach unabhängig in der Evolution entstehen konnten. Die frei lebenden Larven kommen hingegen nur in einigen stärker apomorphen Teilgruppen vor, die untereinander nicht näher verwandt sind, aber als nächste Verwandte primär engraumbewohnende Gruppen haben. Bei den frei lebenden Larven ist meist noch auf der Grundlage des generellen Borstenmusters erkennbar die Anzahl der Borsten mehr oder weniger vergrößert, wobei in den „Ausbaumustern" eine sehr große Mannigfaltigkeit vorliegt. In den Gruppen mit frei lebenden Larven gibt es auch Engraumbewohner, die ebenfalls eine, gegenüber dem generellen Borstenmuster vermehrte Anzahl von in mannigfaltigen Mustern angeordneten Borsten besitzen. Wie oben ausgeführt, können diese sogenannten sekundären Engraumbewohner als Modelle für den Übergang von der freien zur engraumbewohnenden Lebensweise angesehen werden. Offenbar wird bei ihnen der Zustand des generellen Borstenmusters aber nicht erreicht, was wiederum als Argument dafür dienen kann, daß das generelle reguläre Borstenmuster der Lepidoptera n i c h t mehrfach unabhängig entstand.

Die vorliegende Situation ist somit nur mit der Annahme vereinbar, daß die engraumbewohnende Lebensweise für die Lepidoptera plesioök ist und daß das unter diesen Bedingungen entstandene symplesiomorphe generelle reguläre Borstenmuster in der Evolution nur mit geringfügigen Abwandlungen beibehalten wurde soweit die Lepidoptera Engraumbewohner geblieben sind. Bei dem mehrfach unabhängig erfolgten Übergang zur freien Lebensweise setzte dann ein starker „trend" zur Borstenvermehrung ein. Bei der gelegentlichen Rückkehr zur engraumbewohnenden Lebensweise kam es teilweise zu einer Rückbildung der „überzähligen" Borsten, ohne daß jedoch normalerweise der Zustand des generellen Borstenmusters wieder erreicht wurde. Die folgende, zunächst hypothetische Interpretation läßt dieses eigentümliche Verhalten des Borstenmusters der Larven der Lepidoptera verständlich erscheinen.

1) Die von den übrigen Lepidoptera stark abweichenden Zeugloptera mit der Familie Micropterygidae werden hierbei nicht berücksichtigt, so daß die folgenden Ausführungen streng genommen nur für die Glossata zutreffen.

Bei dem generellen regulären Borstenmuster der primären Engraumbewohner handelt es sich offenbar um ein System von tangorezeptorischen Sensillen, das einen ausgedehnteren Tastraum um die Larve bildet und auch Informationen über die Abstände der Dinge von der Körperoberfläche liefern kann. Ein solches ,,Abstände different registrierendes Tastsystem" kann aber nur in der Weise realisiert werden, daß die Borsten verschieden lang und so angeordnet sind, daß beim Abbiegen einer längeren Borste nicht zugleich auch kürzere Borsten mit abgebogen werden, die Borsten sich also ,,nicht ins Gehege kommen". Diese Eigenschaften werden aber nur durch ein Sensillensystem gewährleistet, bei dem Anzahl, Anordnung und Längenverhältnisse der Sensillen konstant sind, das also streng regulär ist.

Nun gelten für die mechanorezeptorischen Sensillenmuster der Insekten und wohl auch der übrigen Arthropoda ganz allgemein die folgenden Regeln. Die noch kleinen frühen Jugendstadien haben normalerweise relativ wenige reguläre Sensillen; bei den Häutungen werden entsprechend der beim Wachstum vergrößerten Körperoberfläche zusätzliche Sensillen zwischen den bereits früher ausgebildeten eingefügt, so daß eine gewisse Dichte des Sensillenbesatzes während der Larvalentwicklung aufrecht erhalten bleibt. Die Regularität dieser später angelegten Sensillen ist aber umso geringer, je später die Sensillen in der Ontogenese gebildet werden und je größer die Anzahl der neu gebildeten Sensillen ist (Tuxen 1961, Hasenfuss 1963).

Ein in allen Larvalstadien streng reguläres Sensillenmuster, das als Abstände different registrierendes Tastsystem fungiert, kann bei dieser Sachlage nur so gebildet werden, daß es auf die noch regulären Sensillen der frühesten Stadien beschränkt bleibt und das Auftreten zusätzlicher Sensillen während der späteren Larvalhäutungen unterdrückt wird. Dabei wird auf die an und für sich erwünschte Aufrechterhaltung einer gewissen Sensillendichte bei zunehmender Körperoberfläche zugunsten der für Engraumbewohner bedeutender Funktion als Abstände different registrierendes Tastsystem verzichtet. Damit wird aber ein Zustand erreicht, wie er im generellen regulären Borstenmuster und damit bei den primären Engraumbewohnern der Lepidoptera besteht.

Bei holometabolen Insekten, wie den Lepidoptera, konnte die Unterdrückung der Neubildung von Sensillen während der Häutungen nicht in der Weise erfolgen, daß die Potenz zur Bildung von neuen Sensillen während der Häutungen völlig abgebaut wurde. Diese Potenz mußte schon deswegen erhalten bleiben, weil bei der Imaginalhäutung die spezifischen imagoeigenen Sensillen und andere auf Sensillen zurückführbare ,,echte Haare" (zum Beispiel Schuppen) neu gebildet werden müssen. Was hier eintrat war offenbar eine Unterdrückung oder Hemmung der Realisierung dieser Potenz bei Larvalhäutungen und offensichtlich auch der Puppenhäutung. Eigentümlicherweise ist bei den Lepidoptera diese Unterdrückung bei der 1. Larvalhäutung in ganz spezifischer Weise nur zum Teil wirksam, denn zum generellen regulären Borstenmuster gehören nicht nur die primären (während der Embryonalentwicklung gebildeten) sondern auch einige streng reguläre subprimäre (mit der 1. Larvalhäutung auftretende) Borsten. Es

muß somit bei den Lepidoptera mit dem generellen regulären Borstenmuster ein recht spezifisches System von morphogenetischen Bedingungen existieren, das die Bildung von überzähligen Sensillen verhindert und das im folgenden einfach Hemmsystem genannt wird. Diese besondere Art des Hemmsystems macht es unwahrscheinlich, daß das generelle reguläre Borstenmuster der Lepidoptera mehrfach unabhängig entstand. In Übereinstimmung mit dem oben Gesagten sind die Vertreter mit diesem Muster symplesiomorph und die damit korrelierte engraumbewohnende Lebensweise plesioök.

Das generelle reguläre Borstenmuster der Larven der Lepidoptera läßt sich somit als Anpassung an das Leben in einer engräumig strukturierten Umwelt verstehen — seine Rolle als Abstände different registrierendes Tastsystem ist übrigens grundsätzlich experimentell überprüfbar. Soweit die Larven der Lepidoptera in der weiteren Evolution Engraumbewohner geblieben sind, behielt das generelle reguläre Borstenmuster diese Rolle bei (primäre Engraumbewohner). Es stand dabei mit dem dieses Muster realisierenden Hemmsystem ständig unter dem Schutz der stabilisierenden Selektion. Änderungen des Borstenmusters wurden nur insoweit toleriert, als sie das Fungieren des Tastsystems nicht beeinträchtigten, was einerseits die weitgehende Übereinstimmung dieser Muster und andererseits die immerhin vorhandenen systematisch auswertbaren Unterschiede in den Mustern erklärt.

Mit dem mehrfach unabhängig erfolgten Übergang zur freien Lebensweise an oberirdischen Pflanzenteilen verlor das generelle reguläre Borstenmuster seine Bedeutung als Abstände different registrierendes Tastsystem und wurde wieder in die Rolle eines einfachen Tastsystems versetzt. Damit war wieder der Weg frei für einen Ausbau des Borstenmusters durch während der Larvalhäutungen auftretende zusätzliche Borsten. Daß es dabei fast immer zu einer Vermehrung der Borsten kam, gewissermaßen ein „trend" zur Borstenvermehrung vorlag, ist wiederum aus der gegebenen Situation leicht verständlich. Einmal gewinnt das Prinzip, die während des Wachstums vergrößerte Körperoberfläche mit zusätzlichen Sensillen zu versehen und damit eine Mindestdichte der Sensillen aufrechtzuerhalten, wieder an Bedeutung — das Einfügen zusätzlicher Sensillen während der Larvalhäutungen und damit der Abbau des Hemmsystems kann mithin selektionspositiv gewesen sein. Andererseits hat aber mit der spezifischen Rolle des generellen regulären Borstenmusters auch das Hemmsystem seine Bedeutung verloren und alle Vorgänge, die zum Abbau dieses nicht mehr benötigten Systems führten, verhalfen der latenten Potenz, während der Larvalhäutungen zusätzliche Borsten bilden zu können, zur Realisation. An einer solchen Destruktion konnten zum Beispiel anderweitig selektionspositive Allele von pleiotropen Genen beteiligt sein, und es ist sogar denkbar, daß sich der Verfall des Systems auch in einem selektionsneutralen Bereich abgespielt haben könnte. Das wäre der Fall gewesen, wenn die Zerstörung des Hemmsystems durch Mutationsdruck an den beteiligten Genen und durch genetische Drift verursacht wurde, wobei die Borstenvermehrung in einem gewissen Umfang selektonsneutral und damit auch der zusätzliche Materialaufwand dabei vernachlässigbar klein blieb.

Da die Bildungsorte der zusätzlichen, während der Häutungen auftretenden Sensillen offenbar nicht in einem bestimmten einheitlichen Muster festgelegt sind, kam es zu einer außerordentlich großen Mannigfaltigkeit der Ausbaumuster. Im weiteren Verlauf der Evolution konnten die derartig vermehrten Borsten bei frei lebenden Larven zusätzlich zu ihrer ursprünglichen Tastfunktion noch weitere Rollen übernehmen, wie etwa die Beteiligung an der Ausgestaltung der Tracht, als in ihren Einlenkungen verkeilte und daher starr abstehende Abwehrsekrete sezernierende Drüsenhaare, als Einrichtungen zur passiven Ausbreitung durch den Wind und anderes mehr.

Bei der gelegentlich erfolgten Rückkehr von der freien zur engraumbewohnenden Lebensweise konnte unter geeigneten Bedingungen wieder eine Evolution des Borstenmusters zu einem Abstände different registrierenden Tastsystem einsetzen. Verschiedentlich ist auch die Anzahl der Borsten wieder reduziert worden, so daß ein dem generellen regulären Borstenmuster ähnliches Sensillensystem entstand (so zum Beispiel in der Gattung *Leioptilus* Wallengren [Pterophoridae]). Es ist aber recht unwahrscheinlich, daß dabei ein dem ursprünglichen Hemmsystem völlig gleiches Hemmsystem entstehen konnte, so daß die beobachteten Unterschiede in den Borstenmustern der primären und sekundären Engraumbewohner auch zu erwarten sind. Sekundäre Engraumbewohner können in der Regel an der relativ höheren Anzahl zusätzlicher Borsten erkannt werden.

Zusammenfassung

Die bisher bekannten Daten über die Larven der Thyrididae werden evolutionsbiologisch interpretiert. Demnach ist als die ursprüngliche, die plesioöke Lebensweise dieser Larven die in Blattrollen oder -wickeln anzusehen. Davon ausgehend ist bei den Thyrididae mehrfach unabhängig die apoöke endophytische Lebensweise als Bohrer erworben worden. Gegenüber dem generellen regulären Borstenmuster der Lepidoptera gehäuft vorkommende zusätzliche Borsten bei den Thyridae weisen darauf hin, daß es sich hierbei um sekundäre Engraumbewohner handelt, die also von einer freien Lebensweise an oberirdischen Pflanzenteilen zum Leben in Blattwickeln oder -rollen übergegangen sind.

Schließlich wird ganz allgemein das Verhalten des Borstenmusters der Larven der Lepidoptera in der Evolution in Abhängigkeit von der Lebensweise diskutiert. Dieses Verhalten kann zwanglos durch die Annahme erklärt werden, daß das Borstenmuster bei den primären Engraumbewohnern die Rolle eines Abstände von der Körperoberfläche different registrierenden Tastsystems spielt und daß diese Rolle beim Übergang zur freien Lebensweise verloren ging, wobei ein trend zur Borstenvermehrung auftrat. Bei der sekundären Rückkehr zur engraumbewohnenden Lebensweise wurde der Zustand der primären Engraumbewohner normalerweise nicht wieder erreicht.

Literatur

Bose, B. B. (1935): Life-histories of some Indian Thyrididae (Lepidoptera).- Ind. J. Agric. Sci., Delhi 5: 737-742.

Börner, C. (1932): Lepidoptera. In: Brohmer, P. (Herausgbr.), Fauna von Deutschland. 4. Aufl. Heidelberg.

Dalla Torre, K. W. (1914): Thyrididae. In: Wagner, H. (Herausgbr.), Lepidopterorum Catalogus. Pars 20. Berlin.

Ehrlich, P. B. (1958): The comparative morphology, phylogeny and higher classification of the Papilionidea. - Univ. Kansas Sci. Bull. 39: 305-370

Franssen, C. J. H. (1931): Die Biologie van *Rhodoneura myrtaea*. Natuurh. Maandbl., Maastricht, 20: 117-120, 144-148, 158-161, 173-176.

Hasenfuss, I. (1963): Eine vergleichende-morphologische Analyse der regulären Borstenmuster der Lepidopterenlarven. Studien zur Methodik der Vergleichenden Morphologie der Borstenmuster und zur phylogenetischen Deutung der Abwandlungen der regulären Borstenmuster der Lepidopterenlarven. - Z. Morph. Ökol. Tiere 52: 197-364.

— (1979): Die Präimaginalstadien von *Thyris fenestrella* Scopoli (Thyrididae, Lepidoptera). - Bonn. zool. Beitr. (im Druck).

Heinrich, C. (1921 a): On some forest Lepidoptera with descriptions of new species, larvae and pupae. - Proc. U.S. Nat. Mus. Washington 57: 53-96.

— (1921 b): Some Lepidoptera likely to be confused with the pink bollw…r — Jour. Agric. Res. 20: 807-836.

Mutuura, A. (1958): On the larva of *Herdonia osacesalis* Walker 1…9 (Thyrididae). - Trans. Lepidopt. Soc. Japan 9: 20-21.

Müller, W. (1886): Südamerikanische Nymphalidenraupen. Versuc… eines natürlichen Systems der Nymphaliden. - Zool. Jb. Syst. 1: 417-678.

Osche, G. (1962): Das Praeadaptationsphänomen und seine Bedeutung für die Evolution. - Zool. Anz. 169: 14-49.

Schröder, H. (1975): Die Raupe der westafrikanischen Hesperiide *Pyrrhochalcia iphis* (Lep.). - Ent. Z., Stuttgart, 85 (20): 229-232.

Spuler, A. (1910): Die Schmetterlinge Europas. Bd. 2. Stuttgart.

Tuxen, S. L. (1961): Die Variabilität einer Proturen-Art (*Acerentomon gallicum* Ion.) nebst deren postembryonaler Entwicklung. - Zool. Anz. 167: 58-69.

Weidner, H. (1953): Thyrididae. In: Sorauer, P. (Begründer), Handbuch der Pflanzenkrankheiten 4: 289-290. Berlin, Hamburg.

Whalley, P. E. S. (1964): Catalogue of the world genera of the Thyrididae (Lepidoptera) with type selection and synonymy. - Ann. Mag. nat. Hist. London (13) 7: 115-127.

Anschrift des Verfassers: Priv. Doz. Dr. I. Hasenfuss, Zoologisches Institut I der Universität, Universitätsstr. 19, D 8520 Erlangen.